

ASSOCIATION DES AMIS DE LA MASSANE

RÉSERVE NATURELLE DE LA MASSANE

TRAVAUX

42

**ÉTUDE PHÉNOLOGIQUE
DES COLÉOPTÈRES COPROPHAGES
DE LA RÉSERVE NATURELLE DE LA MASSANE**

par

I. MEIERHOFER

1995

LABORATOIRE ARAGO – 66650 BANYULS-SUR-MER

ASSOCIATION DES AMIS DE LA MASSANE

RÉSERVE NATURELLE DE LA MASSANE

**ÉTUDE PHÉNOLOGIQUE
DES COLÉOPTÈRES COPROPHAGES
DE LA RÉSERVE NATURELLE DE LA MASSANE**

PAR

I. MEIERHOFER

Octobre 1995

**Laboratoire Arago Université Paris VI/UA CNRS 117
Département d'Ecologie Evolutive
BP44
F. 66651 Banyuls-sur-Mer CEDEX**

SOMMAIRE

AVANT-PROPOS	1
INTRODUCTION ET MÉTHODES	2
BIOLOGIE ET ÉCOLOGIE DES SCARABEIDES	4
LISTE DES ESPÈCES RENCONTRÉES	7
PRÉSENTATION DES ESPÈCES	9
CONCLUSION ET DISCUSSION	26
BIBLIOGRAPHIE	30
PLANCHES I à V	31

*LA SOLLICITUDE QU'UN PEUPLE TÉMOIGNE À SES FÔRETS
MARQUE LE DEGRÉ DE SA CULTURE INTELLECTUELLE ET
DE SON ÉDUCATION MORALE*

Charles Flahault

AVANT- PROPOS

Ce travail reprend les études entreprises par R. Dajoz en 1965 et J.P. Lumaret en 1978 sur les Scarabéidés de la réserve de la Massane.

Alors que Dajoz a établi un catalogue de tous les coléoptères de la forêt de la Massane, Lumaret a étudié la biogéographie des bousiers de l'ensemble du sud de la France (y compris deux stations dans la réserve de la Massane). La présente étude est dévolue à la phénologie des bousiers rencontrés pendant un an (1994-1995) dans la réserve de la Massane.

Je tiens à remercier Monsieur Travé qui m'a proposé de publier ce travail dans le cadre des travaux de l'Association des Amis de la Massane. Mes plus vifs remerciements vont aussi à Monsieur le conservateur Joseph Garrigue pour la correction de ce manuscrit et à Madame Athias-Binche pour le temps consacré à mettre les figures au point et le manuscrit. Toute ma reconnaissance à M. Lecomte, photographe au CNRS pour la réalisation des photos.

Un grand merci à M. Michon-Lespagnol, du Pontet et au professeur J.P. Lumaret de Montpellier pour l'aide à la détermination de certains cas difficiles.

Enfin, je voudrais souligner que ce travail n'aurait jamais vu le jour sans mon fidèle et infatigable collaborateur, Friedel.

INTRODUCTION ET MÉTHODES

Le terme coprophage (du grec *copro* = excrément, bouse, crotte et *phagos* = mangeur) s'applique aux animaux qui se nourrissent des excréments d'autres animaux. Sous le terme de bousiers, on regroupe plusieurs familles de coléoptères coprophages, les Geotrupidae, les Aphodiidae et les Scarabaeidae. En revanche, ce terme n'est pas utilisé chez d'autres insectes coprophages, comme les Hydrophilidae, les Staphylinins ou certains Diptères (Lumaret, 1980).

Du fait de sa situation géographique, 5 km à vol d'oiseau de la Méditerranée et à une trentaine de kilomètres des hauts sommets de la chaîne pyrénéenne, beaucoup d'espèces ibériques rencontrent à la réserve de la Massane leur limite septentrionale. Le climat de la Massane est plus humide que les Albères méditerranéennes qui l'entourent. La pluviosité moyenne annuelle atteint 1200 mm (moyenne sur 35 ans) ; l'hygrométrie est élevée ; la température moyenne pour les 18 dernières années (1976 à 1993) est de 11,3° C (minimale) et de 14,8° C (maximale). La moyenne des minimums de janvier atteint 1,5° C (moyenne sur 19 ans) et la moyenne des maximums de juillet étant de 24,1° C (19 ans). En 1994 on a noté un minimum de 3,3° C et un maximum de 27,2° C. L'année 1994 est caractérisée par une pluviosité annuelle très faible (714 mm). Pour les températures, la moyenne annuelle est l'année record pour les 19 dernières années (minimale moyen 9,7° C, maximale moyen 16,7° C) (Garrigue, Travé et Duran, 1995).

Dix relevés de coléoptères coprophages ont été effectués de juillet 1994 à juin 1995, deux fois par mois dans la réserve de la Massane. Les 240 prélèvements quantitatifs réalisés dans divers biotopes ont fourni 8716 coléoptères appartenant à 40 espèces des trois familles principales de bousiers. Les coléoptères de la famille Trogidae, qui se nourrissent des matières en décomposition et qu'on trouve aussi occasionnellement dans les bouses, n'ont pas été comptés. De même pour les Staphylinidae et les Histeridae qui sont prédateurs dans toute sorte de matière organique en décomposition. En plus, cette étude se limite aux coléoptères adultes ; Tous les stades larvaires, qui se trouvaient parfois en abondance dans les bouses, n'entraient pas en ligne de compte.

La zone étudiée ici ne comprend qu'environ un tiers de la surface totale de la réserve naturelle, qui couvre 330 ha. Dans l'axe nord-sud, la zone d'étude s'étend de la Tour de la Massane (812 m) jusqu'au Col del Barderol (777 m) (fig. 1). Les biotopes ont été différenciés selon la couverture végétale (pelouse xérophile ou forêt). Les stations en milieu ouvert sont notées de 1 à 3 sur la carte de la figure 1, les stations milieu fermé de 4 à 7. Environ 150 vaches sont en pâturage libre toute l'année dans la réserve. Nous avons donc choisi les stations d'études en suivant les sites de séjour préférés du bétail. Plusieurs degrés de dessiccation des bouses ont été différenciés pour tenir compte du spectre écologique des différents coléoptères.

Presque toutes les études phénologiques se basent sur l'emploi de pièges. Dans le cas présent ce moyen de capture a été rejeté, car les "pièges vivants" nécessiteraient un contrôle quotidien tandis que les pièges à l'alcool entraîneraient la mort d'un grand nombre d'insectes coprophages. Donc, tous les prélèvements ont été réalisés sur place par fouille manuelle des bouses. Cette méthode demande beaucoup de temps – au moins une demi-heure par bouse et par personne – parce que la taille des plus petits *Aphodius* exige une manipulation minutieuse. La plupart des espèces pouvait être identifiée sur place. Pour les cas difficiles, quelques spécimens ont été emmenés au laboratoire pour un examen approfondi. La classification suivie est celle proposée par Baraud (1992).

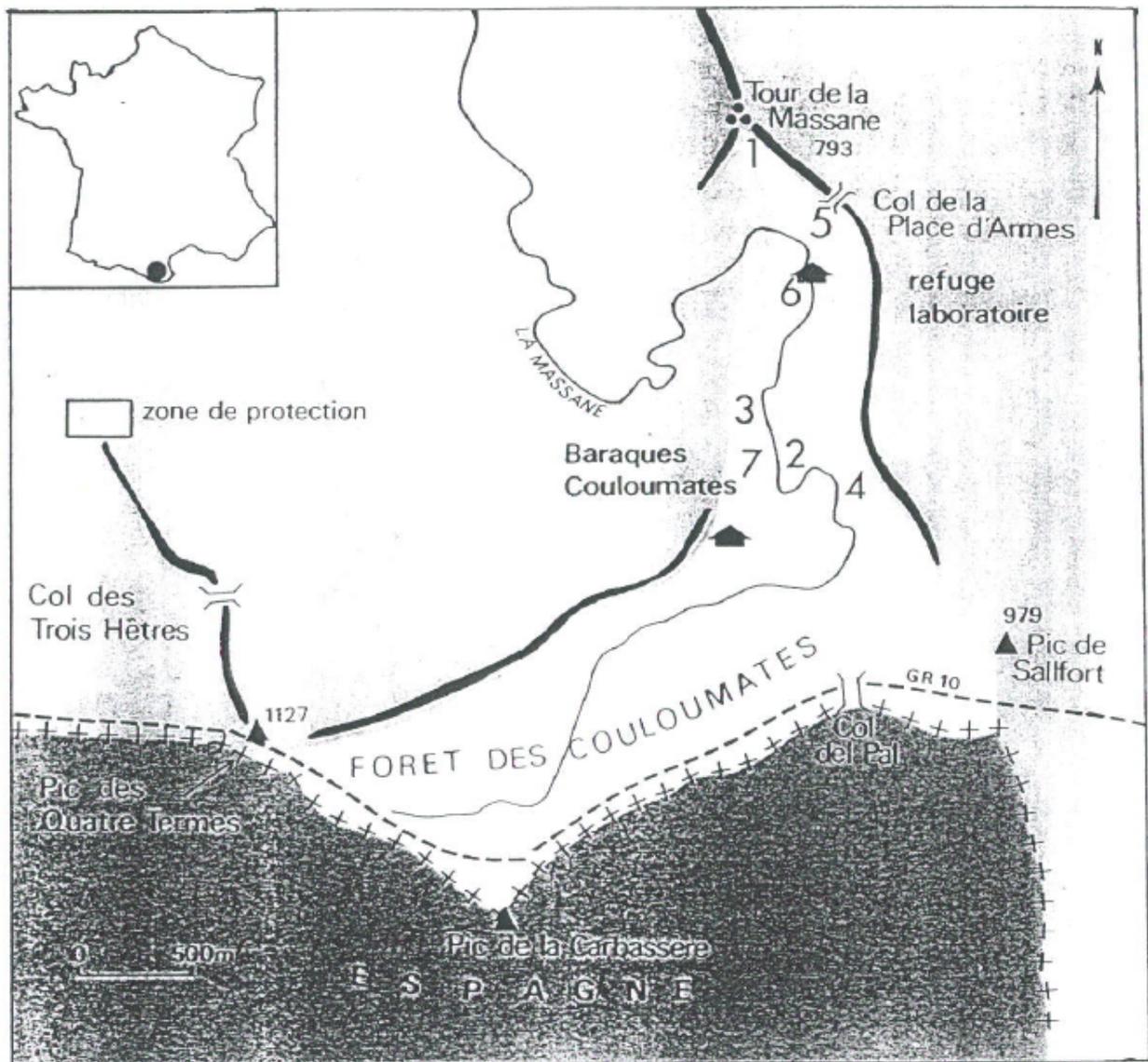


Fig. 1 : Les stations de la zone étudiée sont marquées de 1 à 7.
 Les stations en milieu ouvert de 1 à 3
 Les stations en milieu fermé de 4 à 7.

Cette méthode présente l'avantage de limiter la perturbation de l'écosystème avec la possibilité d'obtenir une bonne estimation des pourcentages relatifs des diverses espèces. Toutefois, son point faible consiste dans l'impossibilité de distinguer avec certitude quelques espèces morphologiquement très voisines. Chez le genre *Aphodius*, c'est le cas pour les deux représentants du sous-genre *Nimbus* (*A. contaminatus* Herbst et *A. obliteratus* Panzer) et du sous-genre *Chilothorax* (*A. distinctus* Müller et *A. sticticus* Panzer). Pour *Onthophagus*, c'était le fait de *O. joannae* Goljan et *O. ovatus* L.. On a donc groupé ces deux ensembles. On n'a récolté que les coléoptères sous ou à côté d'une bouse. Par contre, aucun échantillon du sol n'a été effectué. Par conséquent, les espèces tunnelières ou fouineuses sont sous-représentées, car elles se rencontrent surtout dans leurs terriers creusés sous l'excrément ou en bordure de celui-ci.

Cette étude ne doit pas être interprétée comme un inventaire exhaustif, mais comme un suivi du cycle biologique de certaines espèces sur un an.

BIOLOGIE ET ÉCOLOGIE DES SCARABEIDES

Les bousiers font partie de la super famille des Scarabaeoidea, dont 15 familles sont représentées en Europe. Les Scarabaeoidea se répartissent en deux légions, les Laporosticti et les Pleurosticti. La majeure partie des Laporosticti est coprophage, mais on trouve parmi eux aussi des espèces saprophyto- ou xylophages, mycétophages et nécrophages. Les Pleurosticti sont *grosso modo* phytophage (Baraud, 1992).

Les principales familles coprophages sont les Aphodiidae, les Geotrupidae et les Scarabaeidae, groupes auxquels s'est limitée cette étude.

Du point de vue comportemental, on peut diviser les bousiers en trois grands groupes :

► Les **Aphodiides** colonisent directement l'excrément dès son émission et pondent à l'intérieur. Les larves se développent au sein de la masse stercorale, puis migrent dans le sol pour s'y nymphoser. La non-protection des oeufs est compensée par une forte fécondité des femelles. Ce type de nidification est dénommé endocopride.

► Les **Scarabaeinae** confectionnent une grosse boule de matière stercorale humide qui est ensuite roulée à distance avant d'être enfouie dans une chambre souterraine. Cet investissement important dans la nidification permet une forte réduction du nombre d'oeufs pondus par rapport aux Aphodiidae. Les femelles des Scarabaeinae n'ont plus qu'un seul ovaire, avec une ovariole fonctionnelle (Lumaret, 1989).

► Les **Geotrupidae** et les **Coprinae** creusent sous l'excrément un nid parfois profond (jusqu'à 1,50m), ce qui limite la dessiccation des réserves destinées aux larves. Ce type de nidification est qualifié de paracopride.

1. La famille des Aphodiidae comprend de très nombreuses espèces (une centaine en France) souvent de petite taille (quelques mm pour la plupart) et de couleur sombre.

Les *Aphodius* sont dans leur immense majorité des coprophages stricts qui recherchent activement les excréments des mammifères. Ils sont parmi les premiers coprophages qui colonisent les bouses : on les observe en place quelques minutes seulement après leur dépôt. Ils pénètrent dans la bouse fraîche par le dessus ou par sa base lorsqu'après un certain temps une croûte dure s'est formée en surface. Il se frayent ensuite un passage dans ce milieu semi-liquide en s'aidant de leurs pattes antérieures et de leur chaperon.

Les *Aphodius* n'apportent pas de soins particuliers à leur progéniture. Les oeufs sont simplement déposés dans de petites cavités au sein de la masse d'excrément. Le développement larvaire est très rapide. Les larves atteignent souvent le stade numphal en 3 à 6 semaines selon les espèces.

L'activité des *Aphodius* au cours de l'année est extrêmement variable.

2. Les Scarabaeidae.

Un excrément déposé à la surface du sol, surtout lorsqu'il est exposé en plein soleil, est sujet à une dessiccation rapide qui le rend vite inapte à la consommation. Il existe une sévère concurrence trophique entre une multitude de consommateurs exploitant cette source de nourriture fugace. De très nombreuses mouches sont attirées par l'odeur de la bouse et leurs asticots se développent rapidement au détriment des bousiers. Les Scarabéides ont élaboré des comportements complexes de manière à soustraire à leur profit le maximum de matière utilisable le plus longtemps possible pour leur propre consommation et celle de leurs larves.

La famille de Scarabaeidae *sensu stricto* comprend deux sous-familles.

La sous-famille des Coprinae : elle est représentée en France par quatre tribus : les Onthophagini, les Oniticellini, les Onitini et les Coprini. Tous ces bousiers procèdent un peu à la manière des Géotrupes : ce sont des excavateurs avec des pattes courtes et robustes.

La sous-famille des Scarabaeinae : elle comprend trois genres en France : *Scarabaeus*, *Sisyphus* et *Gymnopleurus*. Ces espèces pilulaires ont de très longues pattes postérieures qui leur servent à fabriquer une boule d'excrément tassé qui est ensuite déplacée en roulant pour s'éloigner de la bouse ou s'activent de nombreux autres bousiers. Chez *Gymnopleurus*, les boules ne sont fabriquées qu'en vue de la nidification, tandis que chez les autres Scarabées les pilules servent aussi à leur propre nourriture, consommées à l'abri du terrier. Les pilulaires sont essentiellement diurnes, tandis que les espèces fouisseuses sont souvent crépusculaires ou nocturnes. Cet étalement dans le temps de l'activité permet à l'ensemble des Scarabaeidae d'éviter une trop forte compétition spatiale et trophique.

3. Les Geotrupidae.

Les "creuseurs de terre" sont des gros coléoptères à l'allure lourde et souvent aux couleurs métalliques. Ils présentent des caractères morphologiques primitifs : ce sont les seuls bousiers qui possèdent encore onze articles aux antennes.

La biologie de la plupart des Géotrupes est semblable dans ses grandes lignes. Seuls les membres du genre *Thorectes*, de petits Géotrupes aptères, ont une place à part. Contrairement aux vrais Géotrupes, qui creusent leur terrier directement sous l'excrément, les *Thorectes* creusent souvent le leur à la base d'un talus ou d'une pierre, à une distance variable de leur source de nourriture.

Thorectes albarracinus Wagner, espèce espagnole remontant en France jusqu'au Pyrénées-Orientales, part à la recherche de sa nourriture après avoir creusé son terrier dans le sol. Elle découpe de petits fragments de bouse sèche qu'elle saisit entre les mandibules et les pattes antérieures. Ce mode d'approvisionnement des terriers se rapproche de celui des *Thyphoeus*, autre Géotrupe. Cette espèce affectionne les lieux découverts fréquentés par les lapins ou les bovins. Elle y creuse des terriers extrêmement profonds descendant jusqu'à 1,50 m. Nul autre coprophage européen ne peut atteindre une telle distance.

La plupart des Géotrupes sont monogames ; le mâle et la femelle d'un couple creusent ensemble un terrier ramifié dont chaque galerie abritera un oeuf et ses réserves.

LISTE DES ESPÈCES RENCONTRÉES À LA MASSANE

1. Fam. Aphodiidae

Gen. *Aphodius* Illiger, 1789

- A. (Nobius) bonnairei* Reitter, 1892
- A. (Planolinus) borealis* Gyllenhal, 1827
- A. (Melinopterus) consputus* Creutzer, 1799
- A. (Agrilinus) constans* Duftschmidt, 1805
- A. (Nimbus) contaminatus* Herbst, 1783
- A. (Acrossus) depressus* Kugelann, 1792
- A. (Chilothorax) distinctus* Müller, 1776
- A. (Ammonoecius) elevatus* Olivier, 1789
- A. (Colobopterus) erraticus* Linné, 1758
- A. (Aphodius) fimetarius* Linné, 1758
- A. (Teuchestes) fossor* Linné, 1758
- A. (Otophorus) haemorrhoidalis* Linné, 1758
- A. (Bodilus) lugens* Creutzer, 1799
- A. (Nimbus) oblitteratus* Panzer, 1823
- A. (Esymus) pusillus* Herbst, 1789
- A. (Acrossus) rufipes* Linné, 1758
- A. (Copriformus) scrutator* Herbst, 1789
- A. (Chilothorax) sticticus* Panzer, 1798.

2. Fam. Scarabaeidae

2.1. Subfam. Coprinae

Gen. *Onthophagus* Latreille, 1802

- O. (Palaeonthophagus) coenobita* Herbst, 1783
- O. (Palaeonthophagus) fracticornis* Preyssler, 1790
- O. (Palaeonthophagus) joannae* Goljan, 1953
- O. (Palaeonthophagus) opacicollis* Reitter, 1893
- O. (Palaeonthophagus) ovatus* Linné, 1767
- O. (Palaeonthophagus) similis* Scriba, 1790
- O. (Onthophagus) taurus* Schreber, 1759
- O. (Palaeonthophagus) vacca* Linné, 1767
- O. (Palaeonthophagus) verticicornis* Laicharting, 1781

Gen. *Euonthophagus* Balthasar, 1959

Euonthophagus gibbosus Scriba, 1790

Gen. *Euoniticellus* Janssens, 1959

Euoniticellus fulvus Goeze, 1777

Gen. *Caccobius* Thomson, 1859
Caccobius schreberi Linné, 1767

Gen. *Copris* Müller, 1764
Copris lunaris Linné, 1758

Gen. *Bubas* Mulsant, 1842
Bubas bubalus Olivier, 1811

2.2. Subfam. Scarabaeinae

Gen. *Scarabaeus* Linné, 1758

Gen. *Susyphus* Latreille, 1807
Sisyphus schaefferi Linné, 1758

3. Fam. Geotrupidae

Gen. *Geotrupes* Latreille, 1796

Gen. *Geotrupes* Latreille s.str., 1796
Geotrupes mutator Marsham, 1802
Geotrupes spiniger Marsham, 1802
Geotrupes stercorarius Linné, 1758

Gen. *Sericotrupes* Zunino, 1984
Sericotrupes niger Marsham, 1802

Gen. *Thorectes* Mulsant, 1942
Thorectes albarracinus Wagner, 1928

Gen. *Anoplotrupes* Jekel, 1865
Anoplotrupes stercorosus Scriba, 1791

Gen. *Typhoeus* Leach, 1815
Typhoeus typhoeus, Linné, 1758

PRÉSENTATION DES ESPÈCES

Les espèces rencontrées lors de l'étude sont présentées par ordre alphabétique à l'exception des sous-genres *Nimbus* et *Chilothorax*, ainsi que *Onthophagus ovatus/joannae*, qui ont été réunis pour les raisons exposées plus haut.

La présentation comprend une comparaison avec les résultats obtenus par R. Dajoz et Lumaret, ainsi que la répartition générale de chaque espèce selon Baraud (1992).

La phénologie des espèces les plus abondantes est décrite (plus de 100 individus récoltés au cours de l'année), ainsi que leur préférence de milieu et d'âge du substrat. L'apparition saisonnière des coléoptères est présentée dans les figures 2-8. La fréquence (sur l'axe des ordonnées) exprime le nombre d'exemplaires trouvés dans vingt bouses au cours d'un mois. Afin de pouvoir mieux comparer les fréquences et atténuer les écarts parfois extrêmes des chiffres absolus, une échelle logarithmique a été choisie pour les figures 3-7. Les chiffres absolus de la fréquence mensuelle pour chaque espèce trouvée sont exposés au tableau 1.

De toutes les espèces de coléoptères paracoprides, cette étude ne présente pas assez d'individus pour dresser des courbes phénologiques. Les apparitions saisonnières se trouvent néanmoins dans le tableau.

Les exemplaires rapportés au laboratoire sont actuellement conservés au Département d'Écologie Évolutive du Laboratoire Arago dans les collections de la réserve naturelle de la Massane.

1. Aphodiidae.

Aphodius (Nobius) bonnairei Reitter, 1892 :

- ▶ Espèce la plus rare et la plus spectaculaire : uniquement deux exemplaires en février.
- ▶ Parmi les 11 espèces du sous-genre *Nobius* de la zone paléarctique, c'est la seule présente en France.
- ▶ Se trouve uniquement pendant l'hiver au niveau de stations très ouvertes, au sol pierreux (Lumaret, 1978).
- ▶ Non signalée par Dajoz, ni citée dans la liste des Albères de Lumaret.
- ▶ Cantonnée en France dans les garrigues de la basse vallée du Rhône, mais on la trouve aussi en Espagne, Maroc et Algérie.
- ▶ D'après Lumaret : "le grand vide qui apparaît entre la basse vallée du Rhône et l'Espagne s'explique par la rareté de cette espèce et sa courte période d'apparition. Nous pensons cependant qu'*A. bonnairei* doit exister au niveau de tous les terrains crétaqués de l'Aude et des Pyrénées-Orientales (ou nous ne l'avons pas encore capturée), dans les limites de la zone de sécheresse estivale, et donc en particulier dans le massif de la Clape et dans les Corbières orientales."

Mois	VII	VIII	IX	X	XI	XII	I	II	III	IV	V	VI	Total
Endocopride													
A. bonn.	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	2
A. bore	23	17	45	76	0	0	0	0	0	72	116	43	392
A. consp	0	0	0	0	0	0	0	5	0	0	0	0	5
A. cons	0	0	0	0	0	40	410	244	212	28	0	0	934
A. con +													
A. obli	26	14	216	1542	292	52	36	50	2	20	0	7	2257
A. depr	0	0	7	0	0	0	0	0	0	58	2	8	75
A. dist +													
A. stict	0	0	68	42	226	14	112	30	2	252	2	126	874
A. elev	152	90	62	28	0	0	0	0	0	40	46	51	469
A. erra	27	12	0	0	0	0	0	0	0	62	2	2	105
A. fime	364	78	93	140	28	16	87	99	142	114	42	40	1243
A. foss	60	6	10	0	0	0	0	0	0	0	2	4	82
A. heal	296	298	190	52	18	58	0	0	0	190	24	136	1262
A. luge	84	52	38	4	0	0	0	0	0	0	0	12	190
A. puss	62	29	0	0	0	0	0	0	0	122	10	30	253
A. rufi	31	10	4	0	0	0	0	0	10	12	3	9	79
A. scru	7	9	2	1	0	0	0	0	0	0	0	2	21
Total Endocopride	1132	615	735	1885	564	180	645	430	368	970	249	470	8243

Mois	VII	VIII	IX	X	XI	XII	I	II	III	IV	V	VI	Total
Paracopride													
O. coeno	0	2	2	0	0	0	0	5	9	5	4	9	36
O. fract	0	2	3	0	0	0	0	0	4	8	2	3	22
O. joan +	5	3	1	0	0	0	0	0	4	12	4	1	30
O. ovat													
O. opac	13	15	4	3	0	0	0	0	10	8	4	5	62
O. simil	3	3	2	2	5	1	4	6	2	6	0	0	34
O. taur	4	3	0	0	0	0	0	0	0	9	4	3	23
O. vacca	9	5	5	1	0	0	0	0	0	5	5	3	33
O. vert	2	2	1	0	0	0	0	0	3	5	2	2	17
Euo.gi	1	4	3	2	0	0	0	0	3	7	4	1	25
Euoni	11	19	3	2	1	0	0	3	4	4	5	7	59
Cacco	1	2	1	0	0	0	0	0	2	5	3	3	17
Copris	1	0	0	0	0	0	0	0	1	3	2	2	9
Bubas	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1
Sisy	3	7	2	0	0	0	0	0	3	3	5	4	27
Total Scarabaeidae	53	67	27	10	6	1	4	14	45	80	45	43	395
G. muta	2	1	3	1	0	0	0	1	0	2	0	1	11
G. spin	1	0	2	2	1	0	0	3	0	0	0	1	10
G. stra	0	0	1	2	0	1	2	0	0	2	0	0	8
G. niger	4	3	1	0	1	2	2	2	0	0	0	2	17
Thorec	0	0	0	0	0	0	2	4	0	0	0	0	6
G. stro	0	0	4	2	2	0	1	0	0	0	2	1	12
Typho	2	0	1	2	0	1	0	2	2	3	0	1	14
Total Geotrupidae	9	4	12	9	4	4	7	12	2	7	2	6	78
Total Paracopridae	62	71	39	19	10	5	11	26	47	87	47	49	473

Tableau 1 : Nombre d'individus des différentes espèces trouvés dans 20 bouses de vaches par mois. L'ordre des espèces suit la présentation alphabétique des espèces rencontrées (voir pages 5 – 12).

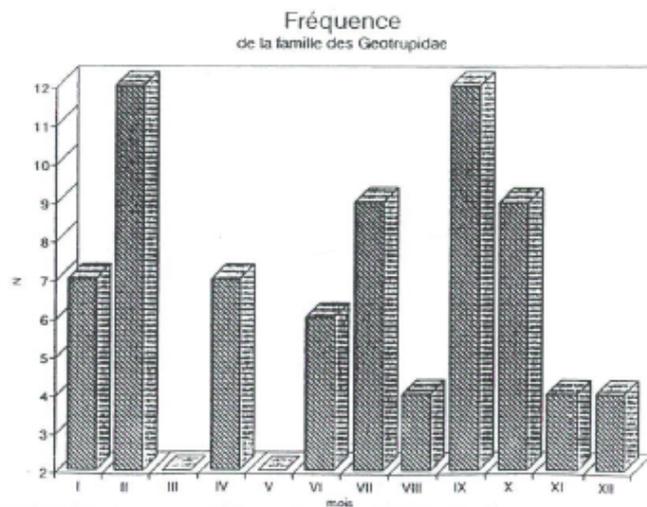
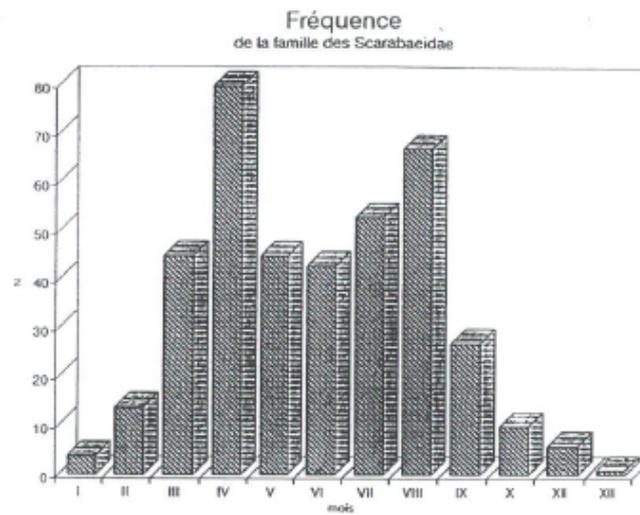
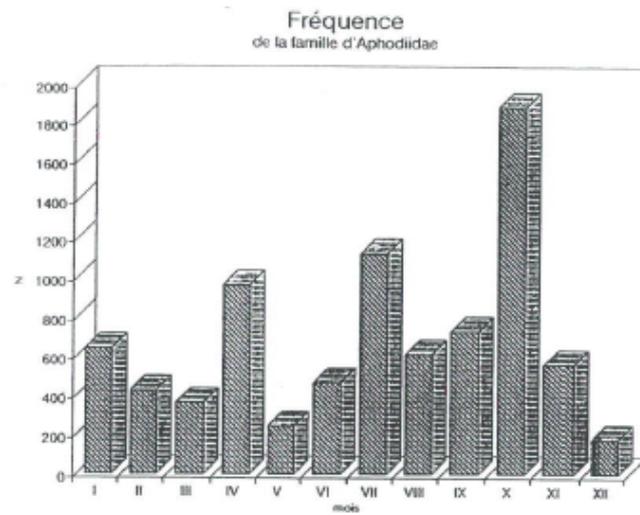


Fig. 2

N sur l'axe y : nombre d'individus.

Fréquence des Endocopridae et des Paracopridae

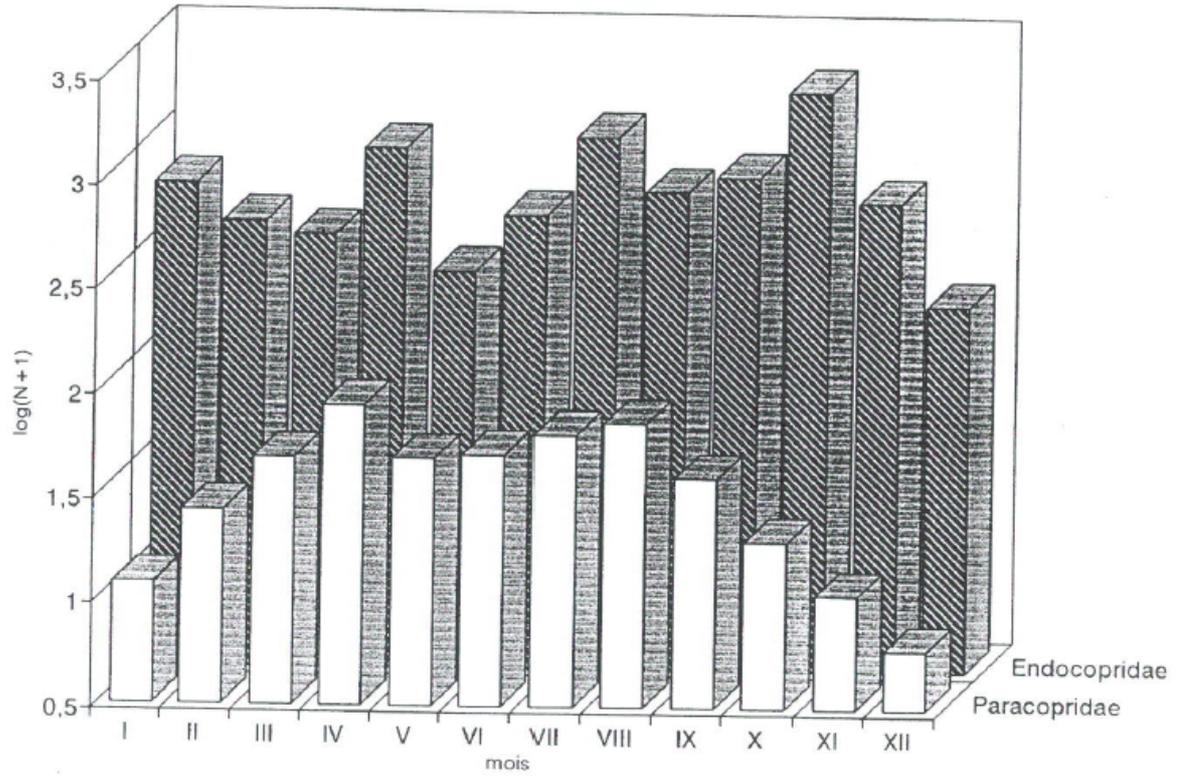


Fig. 3

Aphodius (Planolinus) borealis Gyllenhal, 1827 :

- ▶ 392 exemplaires trouvés d'avril à octobre avec une préférence pour les milieux fermés.
- ▶ Selon Dajoz, espèce rare à la Massane.
- ▶ Lumaret cite cette espèce comme rare dans les Albères, on la trouve au printemps et en automne en montagne à 700-1400 m d'altitude.
- ▶ A la Massane nous avons rencontré *A. borealis* aussi en été, bien que les maxima de fréquence se situent en mai et octobre (fig. 4).
- ▶ Selon Baraud l'espèce existe en Europe septentrionale et centrale, en montagne dans les régions méridionales, plus toute l'Italie ; largement distribuée dans la région holarctique ; probablement indigène en Amérique du Nord.

Aphodius (Melinopterus) consputus Creutzer, 1799 :

- ▶ 5 exemplaires seulement en février au Col d'en Barderol.
- ▶ Pas listée dans le catalogue de Dajoz.
- ▶ Selon Lumaret, espèce assez commune dans les Albères aux stations ouvertes, au sol meuble et humide.
- ▶ Active entre octobre et avril.
- ▶ Sporadique à basse altitude, elle devient fréquente à partir de 500 m jusque vers 1000 m.
- ▶ Selon Baraud : présente presque partout en Europe sauf dans le Nord, à l'Est jusqu'au Caucase. Asie Mineure. Afrique du Nord.

Aphodius (Agrilinus) constans Duftschmidt, 1805 :

- ▶ Cette espèce est caractérisée par sa phénologie typiquement hivernale, les 934 exemplaires ont été observés entre décembre et avril avec un maximum de la fréquence en janvier (fig. 5).
- ▶ D'après nos données, préférence pour les milieux ouverts.
- ▶ Selon Dajoz, assez commune dans tout le massif des Albères.
- ▶ Lumaret signale *A. constans* comme très commune dans les Albères de fin novembre à mai entre 0 et 1000 m d'altitude.
- ▶ Dans la haute montagne elle est remplacée par une espèce voisine, *A. ater*, que nous n'avons pas trouvée à la Massane.
- ▶ Répartition en Europe occidentale et centrale, jusqu'en Crimée et au Caucase.

Aphodius (Nimbus) contaminatus Herbst, 1783 et *Aphodius (Nimbus) obliteratedus* Panzer, 1823 :

- ▶ Avec 2257 exemplaires, le sous-genre le plus fréquent de cette étude.
- ▶ Dajoz n'a cité ni l'un ni l'autre.
- ▶ Selon Lumaret, *A. obliteratedus* est assez rare dans les Albères.
- ▶ Alors que *A. contaminatus* est le représentant le plus commun des huit espèces connues de *Nimbus*, *A. obliteratedus* se rencontre essentiellement dans le massif des Albères surtout à basse altitude jusqu'à 1000 m.
- ▶ Les deux espèces montrent une préférence pour des bouses plutôt fraîches.
- ▶ Selon Baraud : *A. contaminatus* est répartie dans presque toute l'Europe centrale et méridionale occidentale. Asie Mineure, Palestine. Pour *A. obliteratedus*, toute l'Europe centrale et méridionale occidentale.

FRÉQUENCE

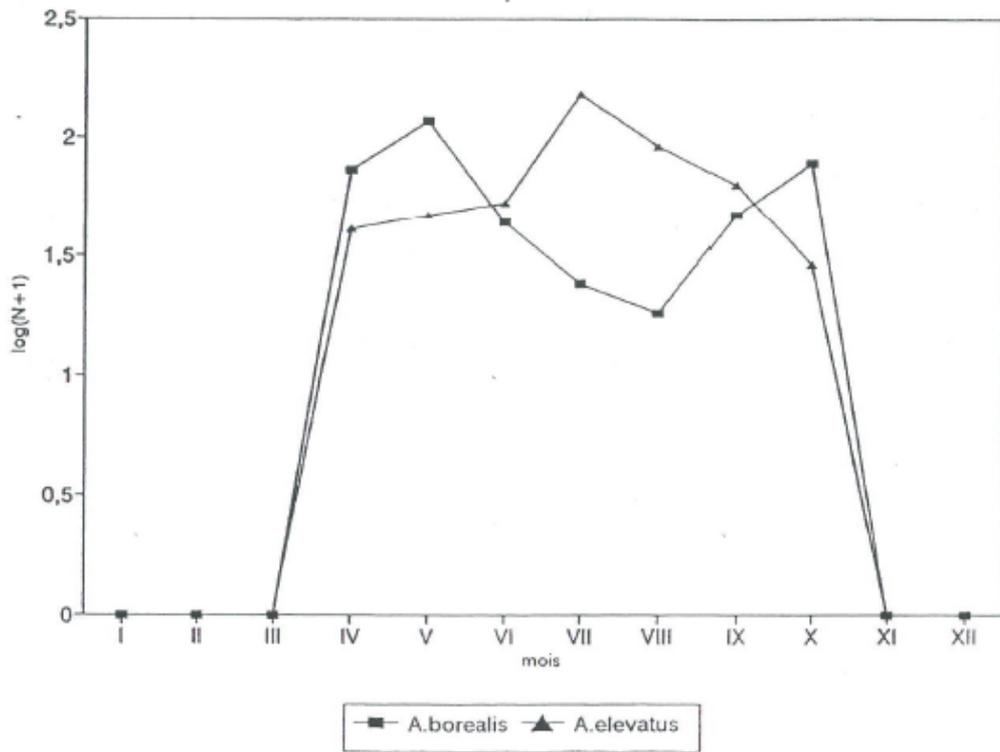


Fig. 4

FRÉQUENCE d'*Aphodius constans*

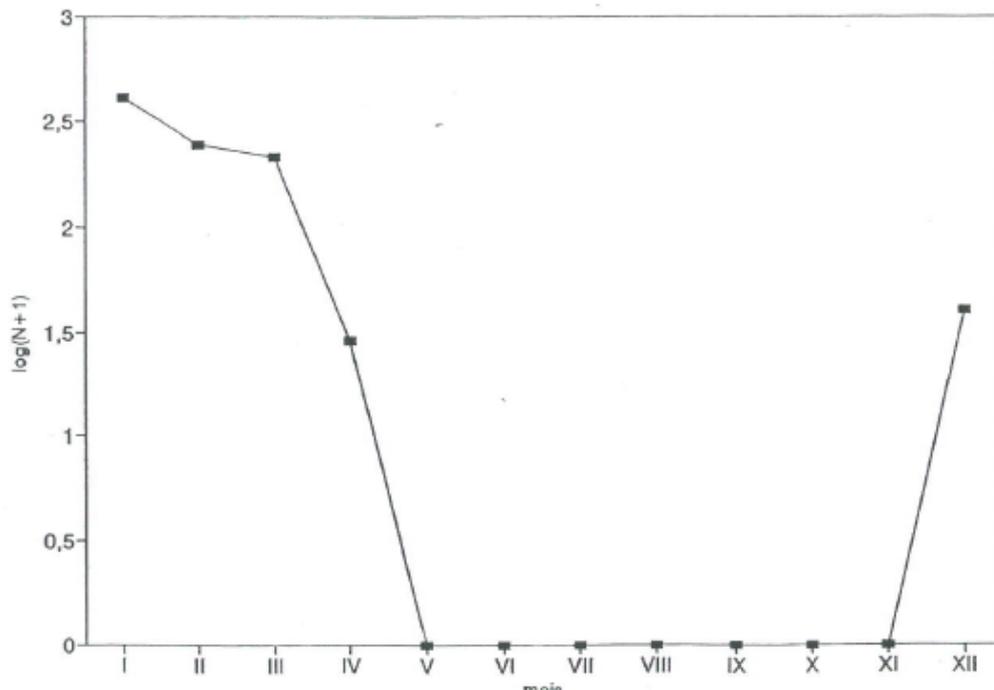


Fig. 5

Aphodius (Acrossus) depressus Kugelann, 1792 :

- ▶ 75 spécimens d'avril à juin et quelques exemplaires en septembre en milieux divers.
- ▶ Dajoz cite *A. depressus* rare à la Massane.
- ▶ Selon Lumaret, espèce montagnarde qui est très sporadique au-dessous de 700 m d'altitude et qui monte à plus de 2000 m, peu commune dans les Albères. Représentée dans la grande majorité par la variété *caminarius* Fald., aux élytres noirs. La forme type à élytres brun-rouge, qui est très rare en France continentale, semble relativement fréquente dans les Pyrénées et le massif du Canigou.
- ▶ Nous avons surtout trouvé la variété *caminarius* et seulement quelques représentants de la forme type.
- ▶ Répandue en Europe septentrionale et centrale ; en montagne dans les régions plus méridionales. Asie septentrionale et centrale.

Aphodius (Chilothorax) distinctus Müller, 1776 et *Aphodius (Chilothorax) sticticus* Panzer, 1798 :

- ▶ Ces espèces ne sont pas signalées par Dajoz.
- ▶ Lumaret classe les deux espèces comme rares dans les Albères.
- ▶ Alors que *A. sticticus* est une espèce typique des forêts et des montagnes (350-1400 m d'altitude), *A. distinctus* se retrouve surtout en plaine en milieu très ouvert. Leur période d'activité est bien différente aussi : *A. sticticus* est actif pendant les périodes plus chaudes, *A. distinctus* en plein hiver.
- ▶ D'après Lumaret : "Le partage de l'espace entre ces deux *Volinus* (= ancien nom des *Chilothorax*) et cette occupation de niches écologiques différentes leur permettent d'avoir une distribution presque comparable au niveau de la zone holarctique".
- ▶ Ici par le regroupement des deux espèces, des individus de *Chilothorax* apparaissent pendant toute l'année à l'exception de juillet/août.
- ▶ Selon Baraud : *A. distinctus* répartition en toute l'Europe. Asie Mineure. Pour *A. sticticus* à peu près toute l'Europe. Asie Mineure.

Aphodius (Ammonoecius) elevatus Olivier, 1789 :

- ▶ 469 représentants d'avril à octobre avec un maximum de fréquence en juillet. La phénologie de cette espèce semble comparable avec celle d'*A. borealis* (fig. 4). Mais, alors que la fréquence d'*A. borealis* diminue en été, *A. elevatus* est le plus actif en juillet/août. Cela correspond bien à la préférence d'*A. elevatus* pour les bouses très sèches. Une préférence de milieu n'a pas été constatée.
- ▶ Dajoz l'a rencontré à la Massane en juin et Juillet dans les bouses desséchées.
- ▶ Citée comme espèce peu commune dans les Albères par Lumaret (mars à septembre du niveau de la mer jusqu'à 1100 m).
- ▶ Rare en France hors de la zone soumise à l'influence méditerranéenne.
- ▶ Selon Baraud : dans le sud-est de la France. Péninsule ibérique. Afrique du Nord.

Aphodius (Colobopterus) erraticus Linné, 1758 :

- ▶ 105 exemplaires d'avril à août avec un maximum d'activité en avril et une préférence pour les milieux très ouverts, indifférent au niveau d'âge de substrat.
- ▶ Dans le catalogue de Dajoz, donnée comme espèce commune toute l'année.
- ▶ Selon Lumaret, assez rare dans les Albères mais espèce polyphage, c'est à dire abondante dans toutes les sortes d'excréments ; évite la zone de sécheresse et remonte en altitude jusqu'à 2000m.
- ▶ La phénologie de cette espèce (fig. 6) permet de supposer qu'il y a deux générations par an (cycle bivoltin).
- ▶ Vient à la lumière ultra-violette.
- ▶ Selon Baraud : toute l'Europe sauf à l'extrême Nord. Caucase. Turkestan, Sibérie, Chine du Nord. Afrique du Nord. Importée en Amérique du Nord.

Aphodius (s.str.) fimetarius L., 1758 :

- ▶ Dans cette étude, la seule espèce abondante toute l'année ; en tout 1243 exemplaires (fig.7).
- ▶ D'après Dajoz et Lumaret très commune dans les Albères du niveau de la mer jusqu'à 2000 m d'altitude.
- ▶ Espèce ubiquiste au spectre trophique très large.
- ▶ Plusieurs générations se superposant toute l'année.
- ▶ Attirée par la lumière ultra-violette.
- ▶ Selon Baraud : toute l'Europe. Toute la région paléarctique. Introduite en Amérique et en Australie.

Aphodius (Teuchestes) fossor L., 1758 :

- ▶ 82 exemplaires en été (mai à septembre) surtout dans les milieux ouverts.
- ▶ L'aberration *silvaticus* Ahrens aux élytres rouge sombre a été trouvée en quelques exemplaires.
- ▶ Selon Dajoz assez commun au printemps et en été.
- ▶ Non capturée lors des relevés par Lumaret, mais citée comme rare dans les Albères.
- ▶ Plutôt caractéristique des régions abondamment arrosées (900-2000 mm de pluie par an) et froides (moyenne annuelle inférieure à 11° C, moyenne de juillet inférieure à 18° C).
- ▶ Selon Lumaret (1978) : "Il est probable qu'*A. fossor* n'est capable que d'une seule génération par an, compte tenu de ces contraintes et de la brièveté de sa période d'activité".
- ▶ Selon Baraud : largement répartie dans toute la région holarctique ; semble manquer dans les régions les plus méridionales.

Aphodius (Otophorus) haemorrhoidalis L., 1758 :

- ▶ Avec 1262 individus, cette espèce est parmi les plus fréquentes lors de ce travail ; la phénologie semble comparable à celle d'*A. fimetarius*, mais *A. haemorrhoidalis* manque trois mois (janvier à mars, fig. 7) ; montre une préférence pour les substrats frais dans les stations ouvertes.
- ▶ A part le forme type, nous avons observé deux aberrations à la Massane : *A. sanguinolentus* Herbst et *A. circumdatus* Dellacasa.
- ▶ D'après Dajoz, assez rare à la Massane.
- ▶ Décrite par Lumaret comme espèce estivale des milieux très ouverts, rare dans les Albères.
- ▶ Selon Baraud : largement répandue dans toute l'Europe.

Aphodeus (Bodilus) lugens Creutzer, 1799 :

- ▶ 190 représentants de juin à octobre avec un maximum d'activité en juillet (fig. 6) ; préférence pour les milieux ouverts.
- ▶ Selon Dajoz, assez commun toute l'année.
- ▶ Pour Lumaret, rare dans les Albères, non capturée lors des relevés. Plutôt espèce de plaine, sporadique au-delà de 400 m d'altitude.
- ▶ Espèce crépusculaire, attirée par la lumière.
- ▶ Répartition : Europe centrale et méridionale, Asie Mineure, Afrique du Nord.

Aphodius (Esymus) pusillus Herbst, 1789 :

- ▶ 253 exemplaires récoltés d'avril à août dans divers milieux ; maximum de la fréquence en avril.
- ▶ Comme pour *A. erraticus*, un cycle bivoltin semble probable (voir fig. 6).
- ▶ D'après Dajoz, estimé comme peu commun de mars à mai.
- ▶ Citée comme rare dans la liste des Albères de Lumaret.
- ▶ Répartie dans toute la région paléarctique, jusqu'en Sibérie et au Japon.

Aphodius (Acrossus) rufipes L., 1758 :

- ▶ 79 individus seulement de mars à septembre ; maximum d'apparitions en juillet ; indifférence à l'ouverture du milieu, mais avec une préférence pour les bouses plutôt fraîches.
- ▶ D'après Dajoz, assez peu commun en août et septembre à la Massane.
- ▶ Lumaret n'a pas capturé *A. rufipes* et l'estime rare dans les Albères, surtout à partir de 500m-2000 m.
- ▶ Landin (1961) a montré que cette espèce est très sensible à la moindre dessiccation qui entraîne sa mort à brève échéance.
- ▶ Selon Baraud : répandue en toute l'Europe. Toute la région holarctique. Introduit en Amérique du Sud et en Afrique du Sud.

Aphodius (Copriformus) scrutator Herbst, 1789 :

- ▶ Quelques exemplaires, 21 en tout, de juin à octobre presque exclusivement dans les excréments bien frais.
- ▶ Dajoz décrit *A. scrutator* comme l'espèce du genre la plus commune.
- ▶ Non capturée par Lumaret, mais citée rare pour sa liste des Albères.
- ▶ Palestrini & Barbero (1994) ont montré qu'*A. scrutator* est, parmi les Aphodiinae, un représentant qui n'est pas strictement endocopride, mais qui montre un comportement de nidification primitif : les oeufs ne sont plus posés directement dans la bouse mais dans un nid cylindrique construit juste au-dessous. En conséquence, *A. scrutator* a une fécondité beaucoup plus faible (en moyenne 7-8 oeufs) que les autres Aphodiidae, qui investissent très peu pour la protection des oeufs.
- ▶ En Europe méridionale et centrale. Caucase. Turquie.

FRÉQUENCE

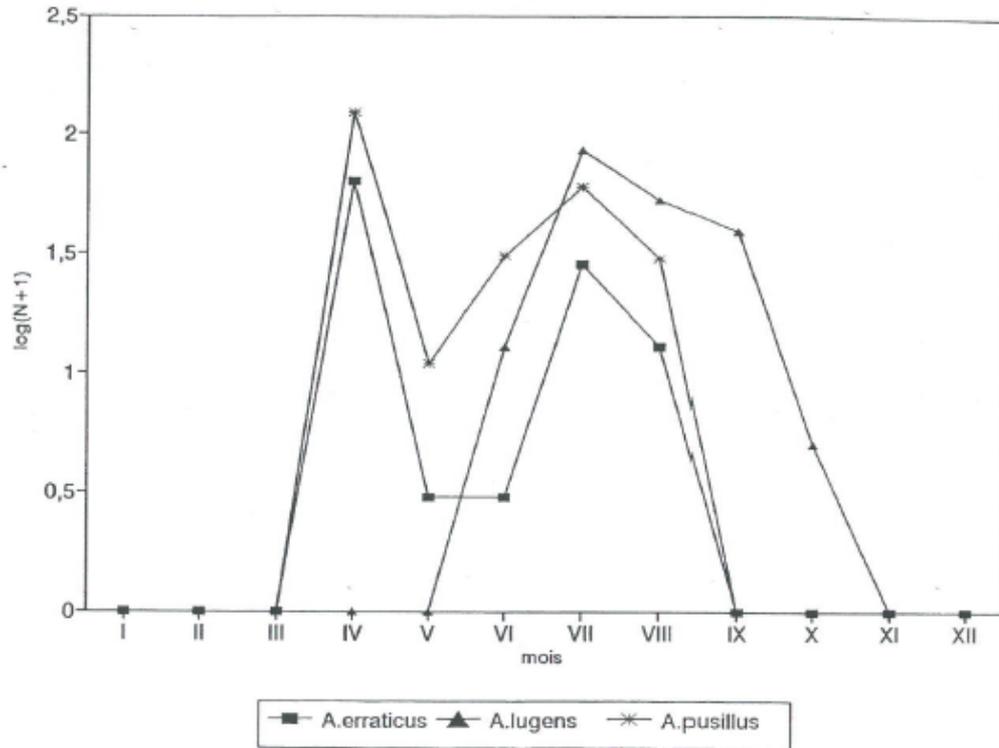


Fig. 6

FRÉQUENCE

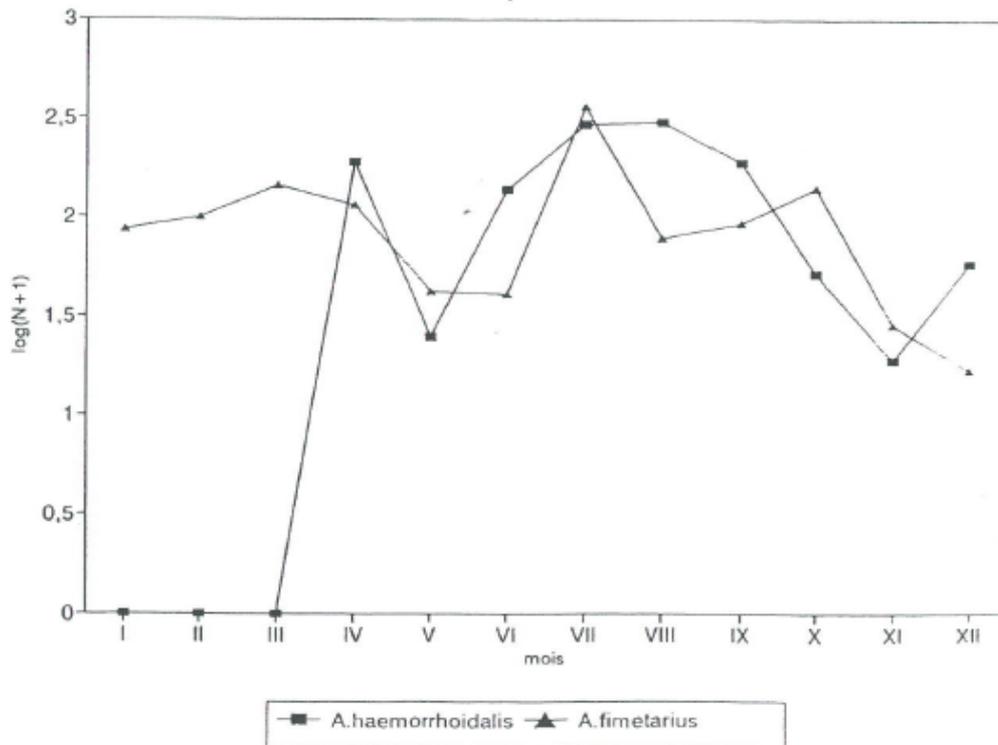


Fig. 7

2. Scarabaeidae

2.1. Sous-famille Coprinae

Onthophagus (Palaeonthophagus) coenobita Herbst, 1783 :

- ▶ 36 exemplaires au cours de l'année.
- ▶ Selon Dajoz très commun dans tout le massif des Albères.
- ▶ Lumaret décrit cette espèce comme ubiquiste, qu'on rencontre presque toute l'année mais avec un maximum de l'activité au printemps, existe sans discontinuité du niveau de la mer jusqu'à 1600 m d'altitude.
- ▶ Commun pour les Albères.
- ▶ Répartition dans toute l'Europe sauf l'extrême Nord. Transcaucasie. Transcaspié, Asie Mineure.

Onthophagus (Paleonthophagus) fracticornis Preyssler, 1790 :

- ▶ 22 représentants au printemps et en été, préférence pour les milieux ouverts.
- ▶ D'après Dajoz assez commun en été à la Massane.
- ▶ Estimée commune dans la liste des Albères de Lumaret : espèce de montagne (500-2000m), préfère les zones avec un isotherme inférieur à + 2° C en janvier, active pratiquement toute l'année, surtout fin de printemps et d'été.
- ▶ Selon Baraud : presque toute l'Europe, jusqu'en Arménie surtout en montagne ; Asie Mineure. Iran.

Onthophagus (Palaeonthophagus) joannae Goljan, 1953 et *Onthophagus (Palaeonthophagus) ovatus* L., 1767 :

- ▶ 30 exemplaires des deux espèces réunies de mars à septembre avec un maximum de fréquence en avril et une préférence pour les milieux ouverts.
- ▶ Dajoz a trouvé quelques exemplaires d'*O. joannae* en été, mais pas d'exemplaire d'*O. Ovatus*.
- ▶ Lumaret décrit *O. ovatus* comme espèce peu commune dans les Albères, *O. joannae* n'est pas citée.
- ▶ D'après Lumaret *O. joannae* est plutôt une espèce de moyenne et haute montagne, alors que *O. ovatus* serait une espèce de plaine qui remonte jusqu'à 1000 m d'altitude : "en plaine *O.ovatus* constitue des peuplements purs, à partir de 300 à 400 m d'altitude, elle est souvent mêlée à *O. joannae* ; sa fréquence diminue en altitude dans les relevés mixtes, et *O. joannae* devient vite l'espèce dominante".
- ▶ Répartition semblable des deux espèces : presque toute l'Europe.

***Onthophagus (Palaeonthophagus) opacicollis* Reitter, 1893 :**

- ▶ L'espèce la plus commune du genre *Onthophagus* lors de cette étude, 62 individus toute l'année sauf de novembre à février.
- ▶ Selon Dajoz espèce assez commune dans la forêt de la Massane et sur les crêtes du massif des Albères.
- ▶ D'après Lumaret espèce de moyenne altitude et commune pour les Albères.
- ▶ Préférence pour les stations ouvertes.
- ▶ Répartition : toute l'Europe méridionale, toute l'Afrique du Nord. Proche-Orient. Asie Mineure.

***Onthophagus (Palaeonthophagus) similis* Scriba, 1790 :**

- ▶ Sauf mai et juin, présent toute l'année en 34 exemplaires, préférence pour des zones ouvertes.
- ▶ Pour Dajoz, assez commun dans la forêt de la Massane.
- ▶ Selon Lumaret, commun dans les Albères.
- ▶ Toute l'Europe, Afrique du Nord. Asie Mineure et Proche-Orient.

***Onthophagus (s. str.) taurus* Schreber, 1759 :**

- ▶ 23 individus d'avril à août, préférence pour les milieux très ouverts, 2 générations successives d'imago.
- ▶ De 0-1000 m d'altitude.
- ▶ Commun pour Dajoz, pas dans la liste des Albères de Lumaret.
- ▶ Selon Baraud : toute l'Europe méridionale et moyenne.

***Onthophagus (Palaeonthophagus) vacca* L., 1767 :**

- ▶ Cet *Onthophagus* plutôt grand à la tête et au pronotum vert métallique ou cuivreux a été trouvé 33 fois en été et en automne.
- ▶ Pour Dajoz, très commun dans tout le massif des Albères.
- ▶ Espèce ubiquiste.
- ▶ En montagne, la forme type, claire à élytres testacés avec des mouchetures brunes et noires, est progressivement remplacée par des individus de la variété *sublineolatus* Mulsant dont les taches des élytres forment des lignes ou des traits longitudinaux plus ou moins réguliers (cas de mélanisme dû au froid et à l'humidité, avec une sélection de la forme foncée en altitude ?).
- ▶ Cette variété n'a pas été observée à la Massane.
- ▶ Répartie en toute l'Europe, jusqu'au Caucase. Maroc. Asie Mineure. Syrie. Iran.

Onthophagus (Palaeonthophagus) verticicornis Laicharting, 1781 :

- ▶ 17 exemplaires seulement de mars à septembre.
- ▶ Peu commun selon Dajoz.
- ▶ Rare dans les Albères d'après Lumaret.
- ▶ Espèce de moyenne montagne (400-1000 m)
- ▶ Se rencontre au niveau des pelouses d'altitude, dans des boisements clairs et même parfois en sous-bois au sol souvent meuble.
- ▶ Répartie en toute l'Europe méridionale et centrale, au Nord jusqu'en Angleterre, Belgique, Pologne. A l'est jusqu'au Caucase. Asie Mineure, Syrie. Iran. Turkestan.

Euonthophagus gibbosus Scriba, 1790 :

- ▶ Se distingue du genre *Onthophagus* par la tête sans carène sur le vertex.
- ▶ Cette espèce plutôt rare a été recensée 25 fois de février à novembre avec un maximum en avril.
- ▶ N'est pas signalée ni par Dajoz, ni par Lumaret.
- ▶ Absente des zones boisées, se retrouve au sol pierreux et souvent dur, toujours très sec.
- ▶ Espèce d'altitude, entre 500 et 1000 m.
- ▶ Préférence pour les stations très ouvertes.
- ▶ Répartition assez vaste, toute l'Europe méridionale et moyenne, Asie Mineure. Syrie. Turkestan. Iran. Afghanistan. Tibet.

Euoniticellus fulvus Goeze, 1777 :

- ▶ 59 individus pendant toute l'année (sauf décembre et février) avec les maxima de fréquence en plein été.
- ▶ Selon Dajoz, commun dans les bouses toute l'année.
- ▶ Pas signalée par Lumaret.
- ▶ Le mode de nidification de cette espèce est semblable à celui des *Onthophagus* ; la femelle emmagasine dans un terrier ramifié des excréments qu'elle façonne en petites boulettes ovales et qui contiennent chacune un oeuf.
- ▶ Selon Lumaret, cette espèce est très rare ou absente dans la zone concernée par la sécheresse estivale, au sol trop sec et sans réserve hydrique importante pendant l'été qui est la saison où *E. fulvus* a sa période d'activité maximale.
- ▶ Espèce thermophile.
- ▶ Europe, Afrique du Nord, Caucase et Iran.

Caccobius schreberi L.; 1767 :

- ▶ Comme Dajoz, nous n'avons trouvé qu'assez rarement cette espèce (17 exemplaires) et toujours par individus isolés dans les bouses fraîches.
- ▶ Non citée par Lumaret dans la liste des Albères.
- ▶ Comme *E. fulvus* rare dans les zones concernées par la sécheresse estivale.
- ▶ Monte jusqu'à 1100 m.
- ▶ Préfère les milieux très ouverts.
- ▶ Toute la France, toute l'Europe, Afrique du Nord, Asie occidentale.

Copris lunaris L., 1758 :

- ▶ 9 exemplaires au printemps et au début de l'été.
- ▶ D'après Dajoz, assez commun de mai à septembre.
- ▶ Pour Lumaret, assez rare dans les Albères.
- ▶ La période d'activité est décrite d'avril-octobre à tous les niveaux entre 0 et 1200 m d'altitude au sol profond et humide. On le trouve dans les milieux ouverts aussi bien qu'en sous-bois fermé.
- ▶ Répartition : toute l'Europe moyenne et méridionale, jusqu'en URSS.

Bubas bubalus Olivier, 1811 :

- ▶ Un seul exemplaire en mai.
- ▶ Pas signalé par Dajoz.
- ▶ Assez rare dans les Albères selon Lumaret.
- ▶ Activité maximale au printemps par période pluvieuse (sol assez humide pour creuser son terrier).
- ▶ Seule espèce de *Bubas* qui remonte parfois en altitude.
- ▶ Préfère les milieux plutôt fermés.
- ▶ Le caractère particulier du genre *Bubas* est l'absence de tarsi antérieurs chez les deux sexes.
- ▶ Répartition : France méridionale : des Pyrénées-Orientales aux Alpes-Maritimes. Portugal, Espagne.

2.2. Scarabaeinae

Sisyphus schaefferi L., 1758 :

- ▶ 27 représentants de mars à septembre.
- ▶ Selon Dajoz commun dans les pâturages de mai à septembre.
- ▶ N'est pas citée dans la liste des Albères de Lumaret.
- ▶ Espèce de terrains secs et arides.
- ▶ Préfère les endroits découverts, au sol souvent pierreux et dur.
- ▶ Très rare dans la région littorale, remonte jusque vers 1200 m d'altitude et ne paraît dépasser qu'exceptionnellement la limite + 15° C de l'isotherme de juillet.
- ▶ La ponte débute en juin/juillet ; la femelle confectionne 2 à 3 pilules en forme de poire, à la manière des Scarabaeus.
- ▶ Se rencontre dans presque toute la France mais rare dans le nord, très commun dans le midi, Europe centrale et méridionale, Afrique du Nord.

3. Geotrupidae

Geotrupes (s. str.) mutator Marsham, 1802 :

- ▶ Pendant presque toute l'année, 11 individus.
- ▶ Selon Dajoz, commun de mai à septembre.
- ▶ Commun dans les Albères selon Lumaret.
- ▶ Espèce de basse et moyenne altitude.
- ▶ Préférence pour des stations largement ouvertes.
- ▶ Est surtout attirée par les bouses de vaches fraîches.
- ▶ Répartition : Europe, Maroc, Caucase, Sibérie du Sud.

Geotrupes (s. str.) spiniger Marsham, 1802 :

- ▶ 10 exemplaires, toute l'année, surtout en automne.
- ▶ Trouvée par Dajoz surtout dans les bouses fraîches dans les pâturages jusqu'au sommet du Pic Néoulous à 1200 m.
- ▶ Rare dans les Albères d'après Lumaret.
- ▶ Espèce de basse et moyenne altitude.
- ▶ D'après Lumaret, la ponte de *G. spiniger* débute en septembre et se poursuit jusqu'en décembre dans la région de Montpellier. La femelle creuse un puits vertical qui se subdivise par la suite en 9 à 10 galeries obliques dans lesquelles elle pond un peuf et emmagasine de la nourriture tassée sous forme de boudins. La profondeur atteinte par les galeries est de l'ordre de 30 à 35 cm environ. Le troisième stade larvaire est atteint 3 à 4 mois après la ponte et la nymphose intervient au printemps. La sortie des adultes s'effectue à l'automne qui suit.
- ▶ Toute la France, Europe centrale et méridionale, Asie Mineure.

***Geotrupes (s. str.) stercorarius* L., 1758 :**

- ▶ 8 représentants d'avril à septembre.
- ▶ Selon Dajoz commun de mai à septembre surtout dans les bouses fraîches. Localisé en France aux régions forestières et aux massifs montagneux.
- ▶ Lumaret ne l'a pas trouvée dans les Albères, mais note qu'on trouve cette espèce surtout au-dessus de 800 m, avec une pluviosité annuelle relativement forte (900-1000 mm), une température moyenne annuelle basse (11° C) et des températures hivernales peu élevées (+3° C à +4° C) ; peut supporter des températures hivernales inférieures à une moyenne mensuelle de -5° C.
- ▶ Répartie en Europe, en montagne dans le midi, Asie jusqu'au Japon.

***Geotrupes (Sericotrupes) niger* Marsham, 1802 :**

- ▶ Le plus commun (17 individus) des *Geotrupes* rencontré à la Massane pendant toute l'année.
- ▶ Selon Dajoz assez commun dans les bouses.
- ▶ Rare dans les Albères d'après Lumaret.
- ▶ Espèce ubiquiste, indifférente à la sécheresse du sol et du climat ; se rencontre dans les zones les plus ouvertes jusqu'aux plus fermées.
- ▶ Toute la France, Europe occidentale, Afrique du Nord.

***Geotrupes (Thorectes) albarracinus* Wagner, 1928 :**

- ▶ Seulement 6 exemplaires en janvier et février.
- ▶ Chez Dajoz fréquent surtout dans les excréments secs, commun d'avril à septembre. Répandu dans tout le massif des Albères et une partie des P.O. où il remplace *G. intermedius* Costa.
- ▶ Très commun dans les Albères d'après Lumaret :
"Espèce originale, d'une part par son comportement différent de celui des autres Géotrupes, et d'autre part, parce que sa localisation en France, dans l'extrême sud des Pyrénées-Orientales, la distingue des autres. Contrairement aux Géotrupes qui creusent un terrier sous l'excrément et y enfouissent leur nourriture sans aucun transport, les *Thorectes* creusent un terrier de 4 à 5 cm de profondeur à une distance variable de leur source d'approvisionnement, soit sous une pierre, soit à la base d'un talus, dans un sol souvent dur. Puis le Thorecte retourne découper un petit morceau d'excrément sec, le saisit entre ses mandibules et ses pattes antérieures, et le tire vers son terrier en se déplaçant à reculons.
- ▶ Espèce plutôt ibérique.
- ▶ Elytres soudés, ailes absentes.
- ▶ Se rencontre du niveau de la mer jusque 1200 à 1300 m d'altitude.
- ▶ L'activité s'étale sur presque toute l'année, avec un maximum en fin d'hiver et au début du printemps et un net ralentissement pendant l'été.
- ▶ Répartition en France dans les Pyrénées-Orientales, Est de l'Espagne, Majorque.

Geotrupes (Anoplotrupes) stercorosus Scriba, 1791 :

- ▶ 12 individus presque toute l'année sauf en plein été, maximum en septembre.
- ▶ Selon Dajoz commun dans les bouses et accidentellement dans les champignons pourris.
- ▶ Rare dans les Albères d'après Lumaret.
- ▶ Espèce montagnarde, à partir de 600 à 800 m, remonte au-delà de 2000 m.
- ▶ Caractéristique des régions froides avec une pluviosité élevée, comme *G. Stercorarius*.
- ▶ Milieu de printemps à la fin de l'automne.
- ▶ Préférence pour les zones fermées.
- ▶ Toute la France, toute l'Europe mais rare dans le sud.

Thyphoeus typhoeus L., 1815 :

- ▶ 14 exemplaires récoltés à la Massane pendant toute l'année.
- ▶ Commun selon Dajoz, très actif, vole en plein soleil par les journées les plus chaudes.
- ▶ Très commun dans les Albères d'après Lumaret en basse et moyenne altitude, normalement absent entre 0-300 m.
- ▶ Espèce qui est plus abondante dans les zones à pluviosité supérieure à 1000 mm.
- ▶ Préfère les sols durs et secs.
- ▶ D'après Paulian (1959) : les deux sexes collaborent au creusement et à l'approvisionnement du terrier qui peut atteindre 1,5 m de profondeur.
- ▶ Toute la France, Europe, Afrique du Nord.

CONCLUSION ET DISCUSSION

► Cette étude nous a permis de recenser 40 espèces de coléoptères Scarabéides dont 18 espèces endocoprives (soit 45 %, fig. 8). Cela correspond bien avec les résultats obtenus par Lumaret et Kirk (1987) dans les régions méditerranéennes de la France avec 51 % d'espèces endocoprives.

Plus on s'avance vers le nord et plus les Scarabéides paracoprives ont tendance à se raréfier. Dans le sud-ouest de l'Allemagne (Kaiserstuhl), Wassmer et Sowig (1994) ont compté 77,3 % d'espèces endocoprives. Ce décalage dans la relation para-endocopride s'explique par l'aptitude des paracoprives de protéger leur ressource éphémère contre la dessiccation estivale. Dans le nord par contre les températures plus basses leur rendent difficile de compléter leur cycle de développement, qui est en général plus long que celui des endocoprives.

► Les figures 2 et 3 montrent que les familles des Geotrupidae et des Scarabaeidae (paracoprives) sont présentes toute l'année, mais néanmoins nettement moins fréquentes pendant les mois d'hiver, surtout pour les Scarabaeidae.

Le fait que les coléoptères paracoprives ne fournissent que 5,4 % des individus dans cette étude, ne reflète pas leur rôle extrêmement important dans le recyclage de la matière organique des écosystèmes pâturés. La comparaison des biomasses entre paracoprives et endocoprives révèle une proportion d'à peu près 1 : 1 (un Géotrupe pèse environ 400 mg, un Onthophagus 25 mg et la plupart des Aphodius moins que 10 mg !). Vu qu'un bovin dépose en moyenne 12 bouses par jour, soit 20 Kg frais, l'efficacité du recyclage de la matière organique par la faune coprophage est énorme. Les excréments sont altérés chimiquement et réduits en unités de plus en plus petites, pendant que leur surface augmente, ce qui a une influence importante pour la fonction et la structure microbienne du sol (Dindal 1985).

► Diversité faunistique : selon Wassmer (1994), le petit site de Kaiserstuhl (52 ha) compte la plus grande diversité d'espèces de Scarabaeoidea de toutes les communautés de bousiers connues en Europe. Il a trouvé 38 espèces de Scarabaeoidea pendant un an de suivi. "The species community in the Kaiserstuhl area is even more diverse than in all described mediterranean pastures. In a recent review, Lumaret et Kirk (1991) presented data on 9 pastures in the Languedoc (SW-France). The highest species number was 27 species of Geotrupidae and Scarabaeidae (Aphodiidae inclus) ; the corresponding relation for the pasture near Schelingen is 38 species".

Avec les 40 espèces répertoriées, et selon la citation de Wassmer, la diversité faunistique de la réserve de la Massane semble unique en Europe. D'ailleurs, il faut se rappeler que l'étude présente ne concerne que les sites en basse et moyenne altitude de la réserve – en montant plus haut on devrait découvrir encore d'autres espèces.

► Compétition interspécifique : A première vue, il semble assez surprenant qu'une si grande diversité de bousiers se partage un microhabitat aussi fugace et éphémère. Cette coexistence s'explique par les différentes stratégies d'utilisation de la ressource :

- différence phénologique (= saisonnalité)
- différence d'activité diurne/nocturne ou crépusculaire
- préférence pour milieux fermés ou ouverts
- préférence pour les bouses fraîches ou sèches

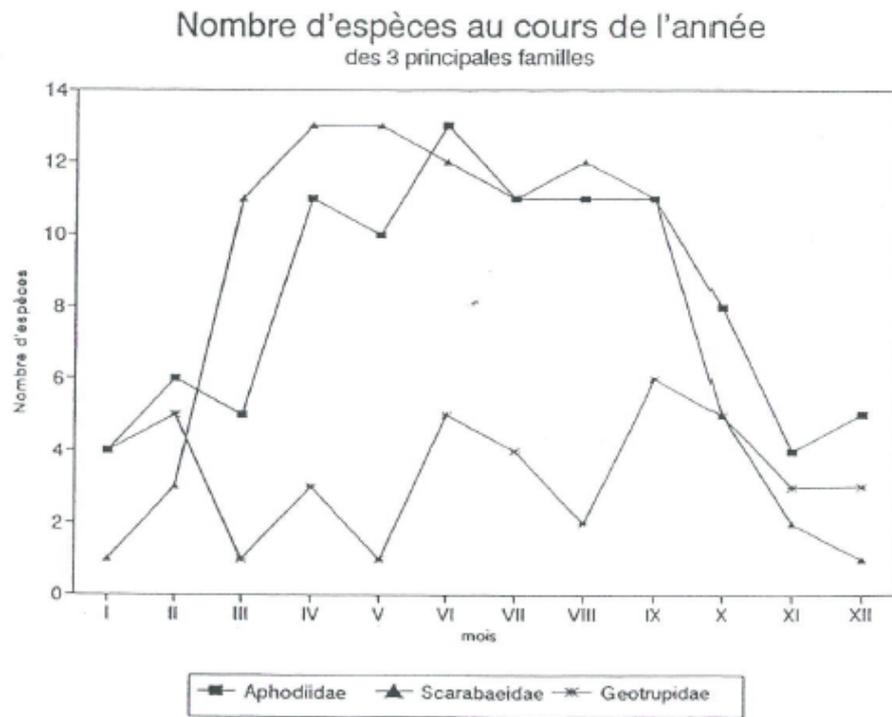
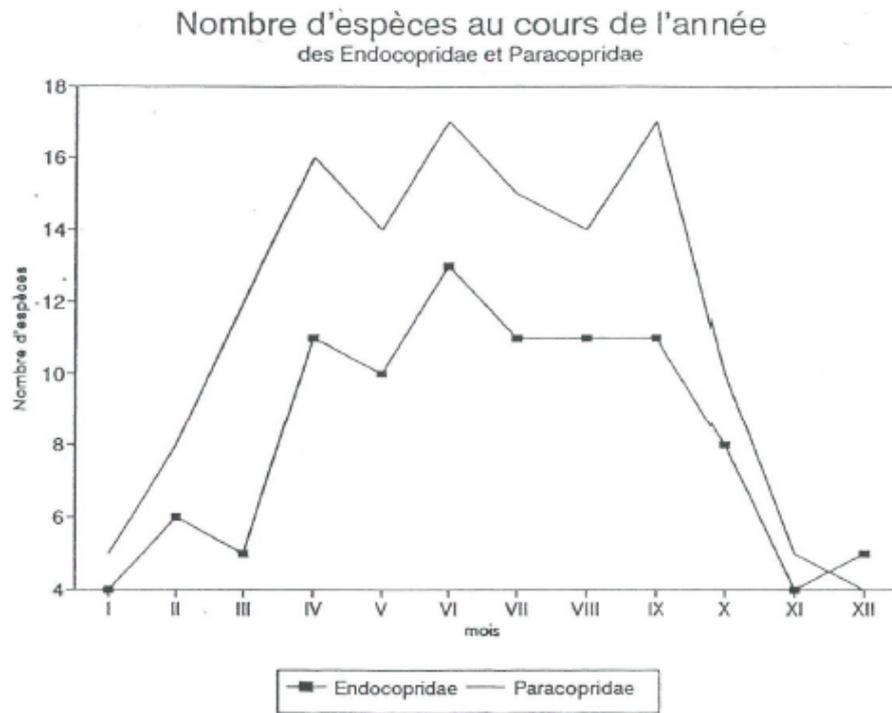
Néanmoins on observe chez les espèces paracoprides, qui mettent à l'abri une masse importante d'excréments, une compétition intra- et interspécifique.

► Les facteurs climatiques qui affectent le plus la distribution spatiale et temporelle des Scarabéides sont la température et les précipitations (Lumaret, 1989). Dans le climat méditerranéen la sécheresse estivale est un paramètre essentiel, qui est certainement l'un des principaux facteurs qui ont conduit les Scarabéides à adopter de nombreuses stratégies pour l'utilisation de ressources éphémères. La teneur en eau varie selon l'âge du substrat, mais il y a toujours un gradient croissant d'humidité entre la surface et le centre de l'excrément. En été, la dessiccation d'une bouse est accomplie en 2 à 3 semaines, ce qui présente en général un net avantage pour les espèces paracoprides qui se dont un dépôt d'excréments sous ou à côté d'une bouse pour modérer l'effet de la dessiccation. Quelques espèces d'Aphodiidae ont pour leur part élaboré des stratégies pour pouvoir survivre toute l'année dans des zones arides : En région sahélienne, certains *Aphodius* utilisent les réserves accumulées par d'autres Scarabéides et les enfouissent rapidement en profondeur dans le sol. Cette forme de cleptoparasitisme leur permet de survivre malgré les conditions thermiques et hydriques qui règnent à l'intérieur des bouses.

► Les invertébrés décomposeurs (saprophages) et leurs adaptations sont le fruit d'une évolution à l'échelle du temps géologique pour pouvoir prospérer dans les conditions terrestres. Ils sont arrivés à assurer la décomposition de toute sorte de matériel organique, et cela très efficacement.

Il ne faut jamais sous-estimer leur rôle important de transformateurs de déchets organiques. Ils sont depuis beaucoup plus longtemps que nous impliqués dans ces processus !

Fig. 8:

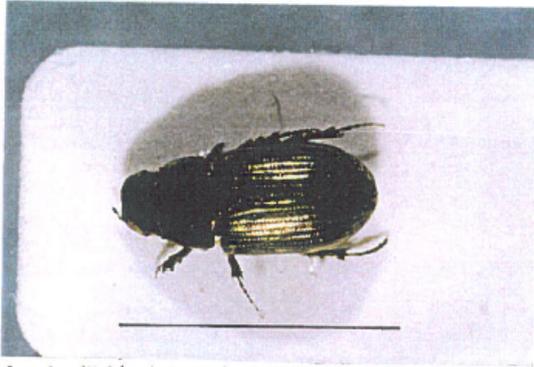


BIBLIOGRAPHIE

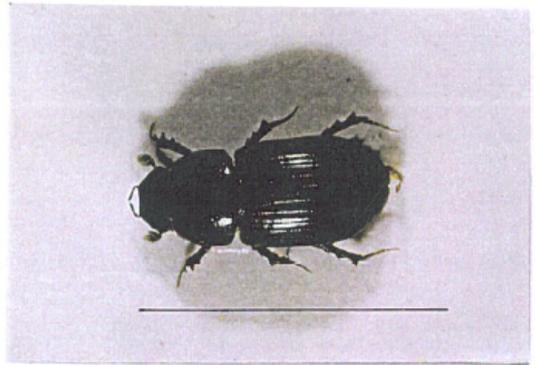
- BARAUD J., 1992 – *Coléoptères Scarabaeoidea d'Europe. In Faune de France 78, Société Linnéenne de Lyon* : 856 p.
- DAJOZ R., - 1965 – *Catalogue des coléoptères de la forêt de la Massane. Vie et Milieu, suppl. Tome XV (4)* : 207 p.
- DINDAL D. L., 1985 – Soil animals and soil fabric production : Facts and perceptions. *Quaestiones Entomologicae* 21 : 587-594.
- GARRIGUE J., TRAVÉ J. & DURAN F., 1995 – Climatologie. Analyse des données 1994. *Réserve naturelle de la Massane. Travaux n° 38* : 33 p.
- LANDIN B.O., 1961 – *Ecological studies on dung beetles. Opusc. Ent. Suppl. XIX* : 1-227.
- LUMARET J.P., 1978 – *Biogéographie et Ecologie des Scarabéides coprophages du sud de la France. Thèse, Académie de Montpellier, tome I* : 254 p.
- LUMARET J.P., 1980 – *Les Bousiers. Collection Faune et Flore, Balland, Aubin* : 123 p.
- LUMARET J.P., 1989 – Sécheresse et stratégies comportementales chez les Scarabéides coprophages (Insecta, Coleoptera). *Bull. Ecol.* 20 (1) : 51-57.
- LUMARET J.P. & KIRK A., 1987 – Ecology of dung beetles in the French Mediterranean region (Coleoptera : Scarabaeidae). *Acta Zoologica Mexicana Nueva Seria* 2 : 41-55.
- LUMARET J.P. & KIRK A., 1991 – South- Temperate Dung beetles. In Hanski I. & Cambefort Y., eds. *Dung beetle ecology*, Princeton University Press, New Jersey : 97-115.
- PALESTRINI C. & BARBERO E., 1994 – The reproductive biology of *Aphodius* (Copriformus) *scrutator* (Herbst, 1789) (Coleoptera, Scarabaeidae, Aphodiidae) : some experimental data. *Boll. Zool. Suppl.* 60 : 7.
- PAULIAN R., 1959 – Coléoptères Scarabéidés. *Faune de France 63, 2ème édition, 298 pages. Paul Lechevalier édit., Paris.*
- Wassmer T., 1994 – Seasonality of coprophagous beetles in the Kaiserstuhl area near Freiburg (SW – Germany) including the winter months. *Acta Oecologica* 15 (5) : 607-631.
- Wassmer T. & Sowig P., 1994 – Die coprophagen Käfer der Schafweide "Flachsland" am Schönberg bei Freiburg. *Veröf. Naturschutz Landschaftspflege Bad. - Württ.* 68/69, Karlsruhe : 355-376.

PLANCHE I

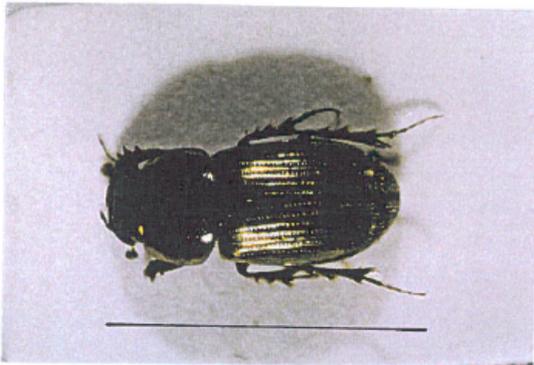
Les barres d'échelle sur toutes les photos correspondent à 5 mm



1 - A. (*Nobius*) *bonnairei* Reitter, 1892



2 - A. (*Planolinus*) *borealis* Gyllenhal, 1827



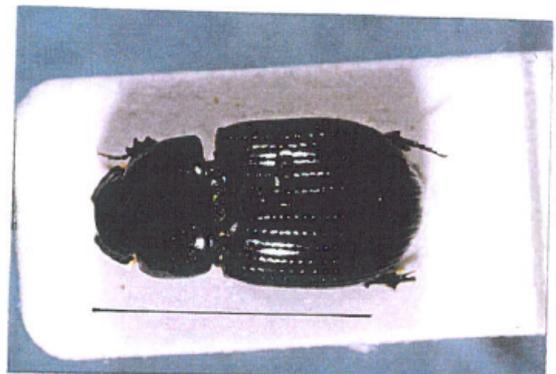
3 - A. (*Melinopterus*) *consputus* Creutzer, 1799



4 - A. (*Agrilinus*) *constans* Duftschmidt, 1805



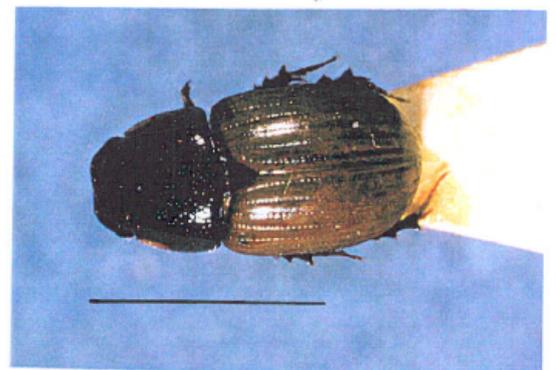
5 - A. (*Acrossus*) *depressus* Kugelann, 1792



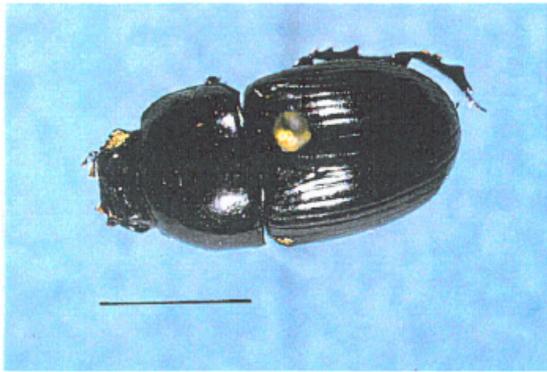
6 - A. (*Amoecius*) *elevatus* Olivier, 1789



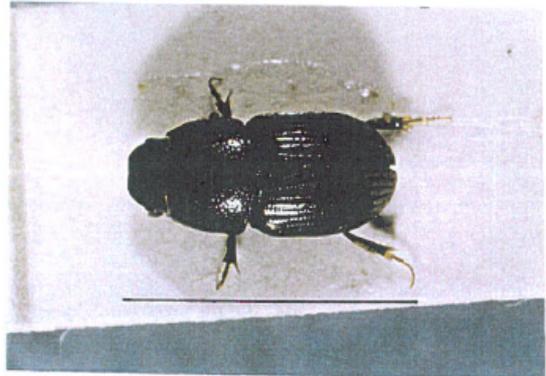
7 - A. (*Colobopterus*) *erraticus* Linné, 1758



8 - A. (*Aphodius*) *fimetarius* Linné, 1758



9 - A. (*Teuchestes*) *fossor* Linné, 1758



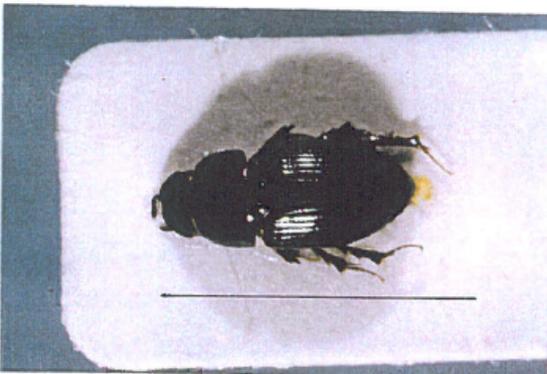
10 - A. (*Otophorus*) *haemorrhoidalis* Linné, 1758



11 - A. (*Bodilus*) *lugens* Creutzer, 1799



12 - A. (*Nimbus*) *obliteratus* Panzer, 1823



13 - A. (*Esymus*) *pusillus* Herbst, 1789



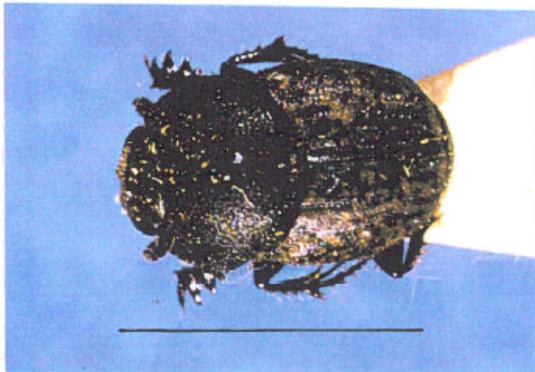
14 - A. (*Acrossus*) *rufipes* Linné, 1758



15 - A. (*Coprimorphus*) *scrutator* Herbst, 1789



16 - A. (*Chilo thorax*) *sticticus* Panzer, 1798



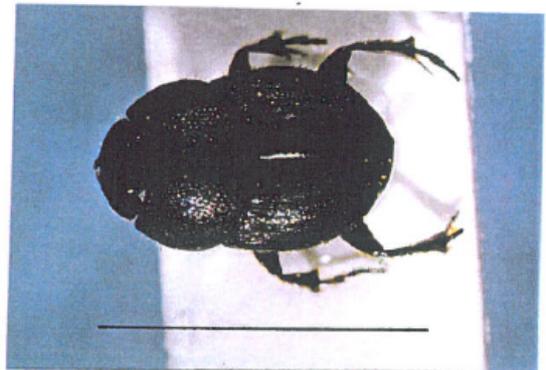
17 - *O. (Palaeonthophagus) coenobita* Herbst, 1783



18 - *O. (Palaeonthophagus) fracticornis* Preyßler, 1790



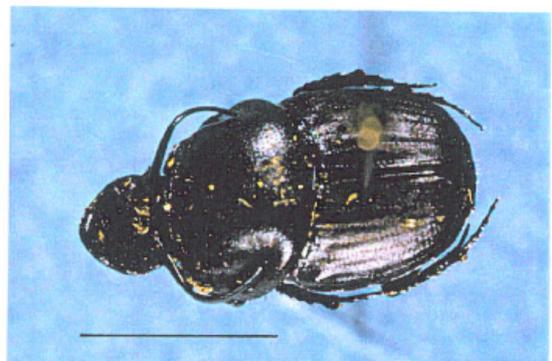
19 - *O. (Palaeonthophagus) opacicollis* Reitter, 1893



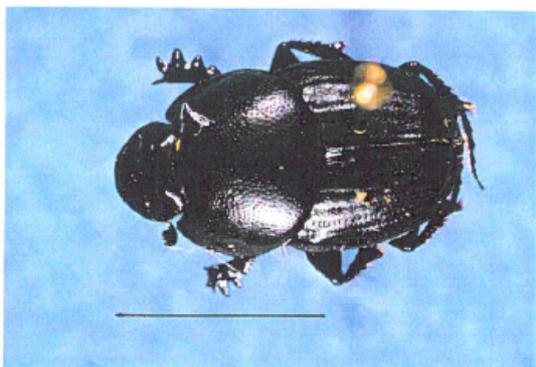
20 - *O. (Palaeonthophagus) ovatus* Linné, 1767



21 - *O. (Palaeonthophagus) similis* Scriba, 1790



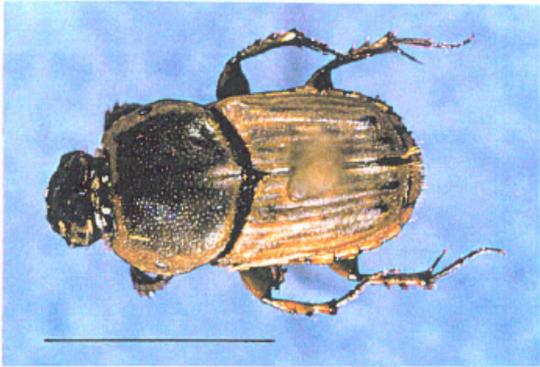
22 - mâle de *O. (Onthophagus) taurus* Schreber, 1759



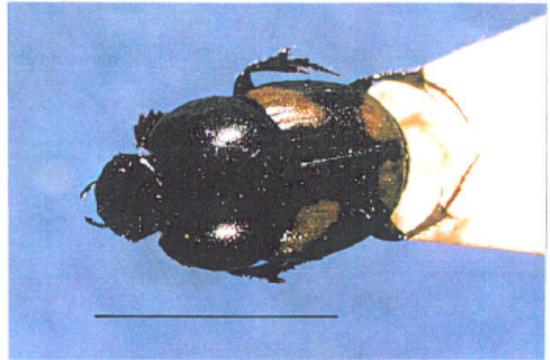
23 - femelle de *O. (Onthophagus) taurus* Schreber, 1759



24 - *O. (Palaeonthophagus) vacca* Linné, 1767



25 - *Euoniticellus fulvus* Goeze, 1777



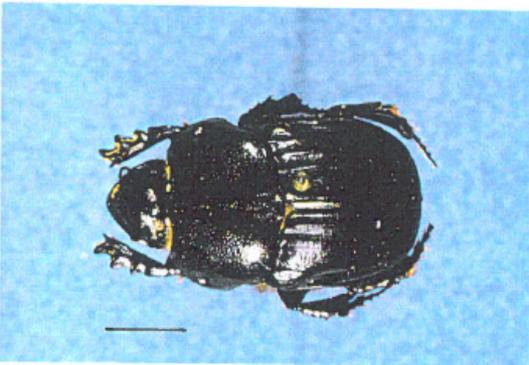
26 - *Caccobius schreberi* Linné, 1767



27 - mâle de *Copris lunaris* Linné, 1758



28 - femelle de *Copris lunaris* Linné, 1758



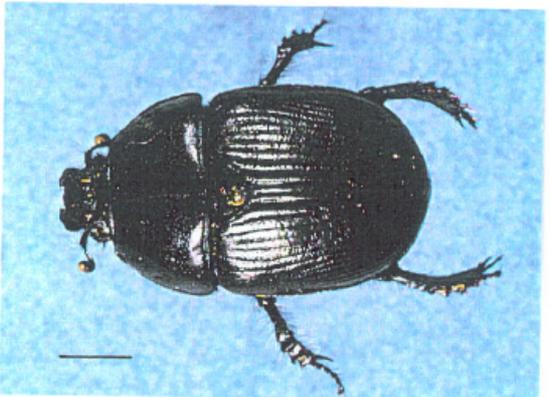
29 - *Bubas bubalus* Olivier, 1811



30 - *Sisyphus schaefferi* Linné, 1758



31 - *Geotrupes mutator* Marsham, 1802



32 - *Geotrupes spiniger* Marsham, 1802

PLANCHE V



33 - *Geotrupes stercorarius* Linné, 1758



34 - *Sericotrupes niger* Marsham, 1802



Couple de *Copris lunaris* avec une galette de masse stercorale, qui servira à la fabrication des "poires reproductrices" (contenant chacune un oeuf). Normalement cette scène se déroule dans leur galerie souterraine. Pour la photo, le couple a été sorti d'un bac d'élevage.